

УДК 576.895.421

© 1994

## ОТНОСИТЕЛЬНЫЙ РОСТ ОРГАНОВ ТВЕРДОГО СКЕЛЕТА У ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (IXODOIDEA: IXODIDAE)

О. В. Волцит

Проведено исследование размерной аллометрии у 19 видов иксодовых клещей. Сравниваются этапы дивергенции относительного роста между географически изолированными популяциями *Ixodes persulcatus*, между разными видами подродов *Ixodes* s. str. и *Pholeoixodes*, между 4 разными подродами рода *Ixodes*, между подродами и родами подсем. Amblyommini (Hyalomma, Haemaphysalis, Rhipicephalus). Сделан вывод, что наибольшая дифференциация достигается на уровне подродов.

В настоящей работе предпринята попытка суммировать данные по аллометрии разных видов иксодовых клещей. Строго говоря, это нельзя назвать исследованием онтогенетической аллометрии, так как проследить ход онтогенеза отдельных особей иксодовых клещей на лабораторных культурах сразу для большого количества видов практически невозможно. Поэтому в данном случае анализируется «размерная аллометрия» в терминологии многих авторов, в частности Matsuda (1963). Для каждого вида проводился морфометрический анализ 9 признаков на всех фазах развития, вычислялись средние значения признаков, по которым строились аллометрические кривые. За  $x$  принималась длина скутума, за  $y$  последовательно все остальные признаки. Это позволило получить кривые относительного изменения размеров органов у «средней» особи каждого вида. Коэффициенты роста ( $\alpha$ ) определялись как тангенс угла наклона аллометрической кривой к оси абсцисс по формуле

$$\alpha = \frac{\lg y_N - \lg y_L}{\lg x_N - \lg x_L},$$

где  $y_N$  — значение признака у нимфы,  $y_L$  — значение того же признака у личинки,  $x_N$  — длина скутума нимфы,  $x_L$  — длина скутума личинки. Аналогичная формула и для определения коэффициента роста у самцов и самок при второй линьке. Соответственно через коэффициент  $\alpha$  были вычислены углы наклона аллометрических кривых.

### МАТЕРИАЛ

В работе использованы материалы коллекций Зоологического музея МГУ и Зоологического института РАН. Материалы из коллекции ЗИНа были любезно предоставлены Н. А. Филипповой и И. В. Пановой, которым приношу искреннюю благодарность. Обработаны материалы по следующим видам: *Ixodes laguri* (Стрелецкая степь, Волгоградская обл., хранится

в коллекции ЗИНа), *I. eldaricus* (Туркмения, Кара-Кала, Ай-Дере, ЗИН), *I. pavlovskyi* (Алтай, Зырянский р-н, ЗИН), *I. kazakstani* (Киргизия, окр. г. Талас, ЗИН), *I. persulcatus* (Карелия, Онежское оз., ЗИН), *I. crenulatus* (Казахстан, Алма-Атинская обл., ЗИН), *I. arboricola* (Белоруссия, Гомельская обл., ЗИН), *I. lividus* (Карелия, Пряжинский р-н, ЗМ МГУ), *I. signatus* (Командоры, о. Арий Камень, ЗИН), *I. uriae* (Сахалинская обл., о. Тюлений, ЗМ МГУ), *Haemaphysalis japonica* (Сихотэ-Алиньский заповедник, ЗМ МГУ), *H. longicornis* (лабораторная культура, ЗМ МГУ), *Hyalomma aegyptium* (Дагестан, Самурский заказник, ЗМ МГУ), *Rhipicephalus rossicus* (Дагестан, Агачаул, ЗМ МГУ), *R. sanguineus* (Дагестан, Махачкала, ЗМ МГУ). Основное требование, которое предъявлялось к материалу — это принадлежность всех особей данного вида к одной популяции, т. е. сборы всех фаз одного вида должны быть произведены в одной точке и по возможности в один или в близкие годы. Кроме того, использованы литературные данные по различным популяциям *Ixodes persulcatus* (Филиппова, 1985а), а также по 2 видам *Hyalomma*, отсутствующим в нашей фауне: *Hl. erythraeum* (Kaiser, Hoogstraal, 1968) и *Hl. rhipicephaloides* (Hoogstraal e. a., 1967). Данные по аллометрии видов рода *Dermacentor* и 2 видов *Rhipicephalus* были опубликованы ранее (Волцит, 1991, 1992).

Таблица 1  
Относительное изменение ширины скutum (2) в течение онтогенеза  
Table 1. Relative changing of scutum width (2) during onthogenesis

Вид	Период онтогенеза между фазами					
	личиночной и нимфальной		нимфальной и половозрелой			
	$\alpha$	$\angle$	самки		самцы	
			$\alpha$	$\angle$	$\alpha$	$\angle$
<i>Ixodes</i> (s. str.) <i>persulcatus</i>						
Тянь-Шань	0.55	28.6	1.02	45.5	0.74	36.5
Алтай	0.6	30.9	1.02	45.5	0.73	36.3
Саян	0.56	29.4	1.02	45.5	0.75	37
Сихотэ-Алинь	0.6	30.9	0.98	44.4	0.74	36.5
Сахалин	0.6	30.9	0.99	44.6	0.73	36.3
Карелия	0.58	30	1.05	46.4	0.74	36.5
<i>Ixodes</i> (s. str.) <i>laguri</i>	0.67	33.8	0.79	38.3	0.64	32.7
<i>I.</i> (s. str.) <i>eldaricus</i>	0.72	35.6	0.76	37.3	0.51	26.8
<i>I.</i> (s. str.) <i>pavlovskyi</i>	0.75	36.7	0.78	38.1	0.57	29.5
<i>I.</i> (s. str.) <i>kazakstani</i>	0.67	33.8	1.02	45.6	0.63	32.4
<i>I.</i> (Ceratixodes) <i>uriae</i>	0.95	43.5	1.16	49.2	0.96	43.8
<i>I.</i> (Pholeoixodes) <i>crenulatus</i>	1.05	46.4	0.88	41.3	0.67	33.9
<i>I.</i> (Ph.) <i>arboricola</i>	0.9	41.9	0.93	43	0.63	32.2
<i>I.</i> (Ph.) <i>lividus</i>	0.94	43.2	0.86	40.8	0.64	32.5
<i>I.</i> (Scaphixodes) <i>signatus</i>	0.61	31.4	0.73	35.9	0.52	27.2
<i>Haemaphysalis</i> (s. str.) <i>japonica</i>	0.64	32.7	0.78	38.1	0.61	31.3
<i>H.</i> (Kaiseriana) <i>longicornis</i>	0.8	38.8	0.83	39.7		
<i>Hyalomma</i> (s. str.) <i>aegyptium</i>	0.78	37.9	0.89	41.8	0.72	35.6
<i>Hl.</i> (s. str.) <i>erythraeum</i>	0.61	31.3	0.99	44.9	0.84	40.1
<i>Hl.</i> (Hyalommina) <i>rhipicephaloides</i>	0.26	14.6	1.06	46.7	0.78	37.9
<i>Rhipicephalus</i> (s. str.) <i>rossicus</i>	0.43	23.3	0.99	44.8	0.75	36.8
<i>R.</i> (s. str.) <i>sanguineus</i>	0.41	22.1	0.97	44	0.74	36.6
<i>R.</i> (s. str.) <i>turanicus</i>	0.39	21.3	1.04	46.1	0.8	38.7
<i>R.</i> (Digineus) <i>bursa</i>	0.62	31.8	0.99	44.7	0.61	31.7

Примечание. Здесь и в табл. 2—8: в скобках дан номер признака,  $\alpha$  — коэффициент роста,  $\angle$  — угол наклона аллометрических кривых в ° (здесь и далее).

# РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1—8 показано изменение коэффициента роста проанализированных структур в различные периоды онтогенеза у видов разных подродов и родов. Исходя из данных таблиц, можно легко представить себе характер аллометрических кривых для всех видов. Интересно оценить степень различий углов наклона аллометрических кривых в зависимости от степени родства видов. Как и следовало ожидать, характер аллометрии рассмотренных признаков совпадает у популяций одного вида. В данном случае лишь незначительно отличаются коэффициенты роста (углы наклона аллометрических кривых), причем эти различия больше между личиночной и нимфальной фазами и меньше между нимфальной и взрослой. Для одних признаков на разных фазах коэффициенты роста больше у одних популяций, для других — у других, что подтверждает несогласованность географической изменчивости размеров одних и тех же структур у разных фаз онтогенеза (Филиппова, Другова, 1985). Характер аллометрии совпадает также и у видов подрода *Ixodes* s. str., однако здесь различия углов наклона аллометрических кривых несколько больше. В среднем они составляют примерно 5° между личиночной и нимфальной фазами, 9° — между нимфой и самкой и 12° — между нимфой и самцом, что отражает нарастание размерных различий между видами в процессе онтогенеза. Виды группы *persul-*

Т а б л и ц а 2

Относительное изменение длины гнатосомы (3) в течение онтогенеза

Table 2. Relative changing of gmathosoma length (3) during onthogenesis

Вид	Период онтогенеза между фазами					
	личиночной и нимфальной		нимфальной и половозрелой			
	α	∠	самки		самцы	
			α	∠	α	∠
<i>Ixodes</i> (s. str.) <i>persulcatus</i>						
Тянь-Шань	0.84	39.9	1	45	0.2	11.6
Алтай	0.83	39.8	1.05	46.4	0.22	12.3
Саян	0.89	41.8	1.07	46.9	0.21	11.9
Сихотэ-Алинь	0.90	42	0.98	44.5	0.2	11.6
Сахалин	0.90	42	1.01	45.3	0.18	10.1
Карелия	0.89	41.6	1.06	46.5	0.16	9.1
<i>Ixodes</i> (s. str.) <i>laguri</i>	0.90	42.1	0.84	39.9	—0.06	—3.5
<i>I.</i> (s. str.) <i>eldaricus</i>	0.80	38.5	0.95	43.6	0.1	5.9
<i>I.</i> (s. str.) <i>pavlovskiy</i>	0.87	41.1	1.03	45.9	0.13	7.3
<i>I.</i> (s. str.) <i>kazakstani</i>	0.95	43.6	0.98	44.4	0.01	0.6
<i>I.</i> ( <i>Ceratixodes</i> ) <i>uriae</i>	0.94	43.4	0.84	40.1	0.08	4.8
<i>I.</i> ( <i>Pholeoixodes</i> ) <i>crenulatus</i>	1.11	48.1	0.73	36.3	0.004	0.2
<i>I.</i> ( <i>Ph.</i> ) <i>arboricola</i>	0.99	44.6	0.91	42.2	—0.04	—2.3
<i>I.</i> ( <i>Ph.</i> ) <i>lividus</i>	0.96	43.7	0.99	44.9	0.08	4.8
<i>I.</i> ( <i>Scaphixodes</i> ) <i>signatus</i>	0.82	39.4	0.57	29.8	—0.19	—10.5
<i>Haemaphysalis</i> (s. str.) <i>japonica</i>	0.69	34.7	1.01	45.3	0.26	14.7
<i>H.</i> ( <i>Kaiseriana</i> ) <i>longicornis</i>	0.87	40.9	1.17	49.4		
<i>Hyalomma</i> (s. str.) <i>aegyptium</i>	1	45	0.91	42.4	0.51	27.2
<i>Hl.</i> (s. str.) <i>erythraeum</i>	0.93	42.9	0.86	40.6	0.5	26.6
<i>Hl.</i> ( <i>Hyalomma</i> ) <i>rhhipicephaloides</i>	1.17	49.5	0.88	41.4	0.24	13.3
<i>Rhipicephalus</i> (s. str.) <i>rossicus</i>	0.86	40.7	0.89	41.7	0.44	23.9
<i>R.</i> (s. str.) <i>sanguineus</i>	0.82	39.4	0.85	40.3	0.45	24.4
<i>R.</i> (s. str.) <i>turanicus</i>	0.77	37.6	0.85	40.3	0.5	26.6
<i>R.</i> ( <i>Digineus</i> ) <i>bursa</i>	0.97	44	0.71	35.4	0.33	18.3

Т а б л и ц а 3  
Относительное изменение ширины гнатосомы (4) в течение онтогенеза  
Table 3. Relative changing of gnathosoma width (4) during onthogenesis

Вид	Период онтогенеза между фазами					
	личиночной и нимфальной		нимфальной и половозрелой			
	α	∠	самки		самцы	
			α	∠	α	∠
<i>Ixodes</i> (s. str.) <i>persulcatus</i>						
Тянь-Шань	0.77	37.7	0.95	43.4	0.34	19
Алтай	0.74	36.6	0.95	43.7	0.36	19.6
Саян	0.72	35.7	0.99	44.6	0.37	20.2
Сихотэ-Алинь	0.77	37.4	0.92	42.5	0.34	19
Сахалин	0.82	39.5	0.94	43.1	0.32	17.6
Карелия	0.74	36.5	1.02	45.6	0.36	19.7
<i>Ixodes</i> (s. str.) <i>laguri</i>	0.84	39.9	0.91	42.4	0.14	8.1
<i>I.</i> (s. str.) <i>eldaricus</i>	0.76	37.3	1.06	46.7	0.36	19.6
<i>I.</i> (s. str.) <i>pavlovskyi</i>	0.79	38.3	0.98	44.4	0.34	18.8
<i>I.</i> (s. str.) <i>kazakstani</i>	0.82	39.3	1.03	45.8	0.33	18.3
<i>I.</i> ( <i>Ceratixodes</i> ) <i>uriae</i>	1.01	45.2	0.89	41.7	0.31	17
<i>I.</i> ( <i>Pholeoixodes</i> ) <i>crenulatus</i>	0.87	40.9	0.87	41.2	0.08	4.7
<i>I.</i> (Ph.) <i>arboricola</i>	1.11	47.9	1.02	45.5	0.1	5.5
<i>I.</i> (Ph.) <i>lividus</i>	0.91	42.3	0.87	40.9	0.1	5.9
<i>I.</i> ( <i>Scaphixodes</i> ) <i>signatus</i>	1.05	46.5	0.71	35.2	—0.13	—7.3
<i>Haemaphysalis</i> (s. str.) <i>japonica</i>	0.73	36	0.99	44.7	0.25	14.2
<i>H.</i> ( <i>Kaiseriana</i> ) <i>longicornis</i>	0.93	43	0.99	44.8		
<i>Hyalomma</i> (s. str.) <i>aegyptium</i>	1.0	45	0.8	38.8	0.45	24
<i>Hl.</i> (s. str.) <i>erythraeum</i>	0.77	37.6	0.84	40.0	0.39	21.5
<i>Hl.</i> ( <i>Hyalomma</i> ) <i>rhhipicephaloides</i>	1.29	52.2	0.96	43.8	0.19	11
<i>Rhipicephalus</i> (s. str.) <i>rossicus</i>	0.91	42.4	0.77	37.6	0.36	19.9
<i>R.</i> (s. str.) <i>sanguineus</i>	0.89	41.5	0.81	39	0.4	21.6
<i>R.</i> (s. str.) <i>turanicus</i>	0.81	39	0.8	38.7	0.42	22.8
<i>R.</i> ( <i>Digineus</i> ) <i>bursa</i>	1.24	51.2	1.02	45.6	0.36	19.8

*catus* (*I. persulcatus*, *I. pavlovskyi*, *I. kazakstani*) не отличаются по характеру аллометрии от *I. laguri* и *I. eldaricus*. Наоборот, для разных признаков коэффициенты роста очень близки у разных пар видов подрода (табл. 1—8), а наиболее отличается от всех *I. persulcatus*, у которого коэффициенты роста между нимфальной и взрослой фазами выше для всех признаков, кроме ширины гнатосомы и ширины пальп. Такой характер роста приводит к относительно большим размерам ротовых органов и идиосомы *I. persulcatus*, что является прогрессивной особенностью данного вида (Филиппова, 1985б).

Совпадает характер аллометрии и у видов подрода *Pholeoixodes*, хотя в целом отличается от такового у видов *Ixodes* s. str. (табл. 1—8). У видов подрода *Pholeoixodes* коэффициенты роста обычно больше, чем у *Ixodes* s. str., между личиночной и нимфальной фазами. Здесь в основном наблюдается положительная аллометрия или почти изометрия. Между нимфой и самкой углы наклона аллометрических кривых видов подрода *Pholeoixodes* близки к таковым *Ixodes* s. str., тогда как между нимфой и самцом — значительно ниже. Это отражает процесс редукции ротовых органов у непитающихся самцов видов с гнездово-норовым типом паразитизма, каковыми являются виды подрода *Pholeoixodes*. Крайним выражением процесса редукции органов гнатосомы является уменьшение их размеров у самцов по

сравнению с нимфой (коэффициенты роста отрицательны), что наблюдается у *I. arboricola* для 3 признаков (табл. 2, 4, 7) и у *I. crenulatus* — для 2 признаков (табл. 4, 7). Интересно, что у *I. laguri* — гнездово-норового паразита из подрода *Ixodes* s. str. — также наблюдается редукция ротовых органов самца. Коэффициенты роста самцов отрицательны у этого вида для длины гнатосомы, пальп и гипостома (табл. 2, 4, 6). Такие случаи были названы Тесье (Teissier, 1960) «eniantometry».

Процесс редукции органов гнатосомы наблюдается также у самцов *I. signatus* (подрод *Scaphixodes*) и в меньшей степени у самцов *I. uriae* (подрод *Ceratixodes*), которые также являются гнездово-норовыми паразитами (табл. 2, 3, 6, 7). У самцов *I. signatus* помимо ротовых органов уменьшается по сравнению с нимфой и длина лапки I (табл. 8), что отражает полную неспособность самцов этого вида прикрепляться к хозяину.

Рассмотрим теперь характер аллометрии у видов подсем. Amblyomminae. Для рода *Haemaphysalis* мы, к сожалению, располагаем данными лишь по 2 видам, относящимся к 2 подродам: *Haemaphysalis* s. str. и *Kaiseriana*. К тому же для *H. longicornis* нет данных по самцам, так как в нашем распоряжении была партеногенетическая культура. Имеющиеся данные показывают, что характер аллометрии между личиночной и нимфальной фазами, а также между нимфой и самкой одинаков у этих 2 видов, и очень слабо отличаются углы наклона аллометрических кривых (табл. 1—8).

Т а б л и ц а 4

Относительное изменение длины члеников II—III пальп (5) в течение онтогенеза

Table 4. Relative changing of palpi II—III length (5) during onthogenesis

Вид	Период онтогенеза между фазами					
	личиночной и нимфальной		нимфальной и половозрелой			
	$\alpha$	$\angle$	самки		самцы	
			$\alpha$	$\angle$	$\alpha$	$\angle$
<i>Ixodes</i> (s. str.) <i>persulcatus</i>						
Тянь-Шань	1.07	46.8	0.9	42	0.15	8.4
Алтай	1.08	47.1	0.96	43.7	0.15	8.8
Саян	1.06	46.8	0.95	43.4	0.13	7.1
Сихотэ-Алинь	1.15	49	0.92	42.6	0.12	6.8
Сахалин	1.06	46.7	0.91	42.4	0.14	8.1
Карелия	1.05	46.4	0.95	43.6	0.11	6.3
<i>Ixodes</i> (s. str.) <i>laguri</i>	0.96	43.8	0.76	37.3	—0.18	—10
<i>I.</i> (s. str.) <i>eldaricus</i>	0.92	42.7	0.82	39.4	0.02	1.1
<i>I.</i> (s. str.) <i>pavlovskyi</i>	1.03	45.9	0.87	41	0.1	5.7
<i>I.</i> (s. str.) <i>kazakstani</i>	1.1	47.6	0.81	39.1	—0.07	—4
<i>I.</i> ( <i>Ceratixodes</i> ) <i>uriae</i>	1.02	45.6	1.46	55.6	0.58	30.2
<i>I.</i> ( <i>Pholeoixodes</i> ) <i>crenulatus</i>	1.18	49.7	0.63	32.1	—0.05	—2.8
<i>I.</i> (Ph.) <i>arboricola</i>	1.02	45.5	0.63	32.4	—0.07	—3.9
<i>I.</i> (Ph.) <i>lividus</i>	1.03	45.8	0.82	39.5	0.05	2.9
<i>I.</i> ( <i>Scaphixodes</i> ) <i>signatus</i>	0.79	38.2	0.88	41.4	0.19	10.8
<i>Haemaphysalis</i> (s. str.) <i>japonica</i>	0.83	39.5	0.85	40.5	0.27	15.3
<i>H.</i> ( <i>Kaiseriana</i> ) <i>longicornis</i>	1.04	46	0.92	42.5		
<i>Hyalomma</i> (s. str.) <i>aegyptium</i>	0.91	42.4	0.8	38.5	0.45	24.4
<i>Hl.</i> (s. str.) <i>erythraeum</i>	1.03	45.8	0.8	38.5	0.43	23.2
<i>Hl.</i> ( <i>Hyalomma</i> ) <i>rhhipicephaloides</i>	1.13	48.5	1	45	0.26	14.6
<i>Rhipicephalus</i> (s. str.) <i>rossicus</i>	0.85	40.4	1.05	46.5	0.5	26.7
<i>R.</i> (s. str.) <i>sanguineus</i>	0.8	38.5	1.04	46	0.51	27
<i>R.</i> (s. str.) <i>turanicus</i>	0.72	35.8	0.71	35.4	0.4	21.8
<i>R.</i> ( <i>Digineus</i> ) <i>bursa</i>	0.69	34.4	0.89	41.7	0.27	15.1

Т а б л и ц а 5  
Относительное изменение ширины пальп (6) в течение онтогенеза  
Table 5. Relative changing of palpal width (6) during onthogenesis

Вид	Период онтогенеза между фазами					
	личиночной и ним- фальной		нимфальной и половозрелой			
	α	∠	самки		самцы	
			α	∠	α	∠
<i>Ixodes (s. str.) persulcatus</i>						
Тянь-Шань	0.97	44				
Алтай	0.94	43.2				
Саян	0.93	42.9				
Сихотэ-Алинь	0.87	40.9				
Сахалин	0.96	43.7				
Карелия	0.88	41.5	1.24	51	0.66	33.4
<i>Ixodes (s. str.) laguri</i>	0.94	43.3	0.94	43.3	0.55	28.8
<i>I. (s. str.) eldaricus</i>	0.98	44.5	0.94	43.2	0.57	29.7
<i>I. (s. str.) paulovskyi</i>	0.93	42.9	1.12	48.2	0.67	33.9
<i>I. (s. str.) kazakstani</i>	0.86	40.8	1.32	52.9	0.73	36.2
<i>I. (Ceratixodes) uriae</i>	0.89	41.7	0.77	38.2	0.29	15.9
<i>I. (Pholeoixodes) crenulatus</i>	1.17	49.4	0.9	41.9	0.21	11.8
<i>I. (Ph.) arboricola</i>	1.06	46.6	0.95	43.5	0.19	11
<i>I. (Ph.) lividus</i>	0.73	36.1	0.87	41.1	0.13	7.3
<i>I. (Scaphixodes) signatus</i>	0.87	40.9	0.53	28	0.11	6.4
<i>Haemaphysalis (s. str.) japonica</i>	0.79	38.5	0.91	42.2	0.34	18.7
<i>H. (Kaiseriana) longicornis</i>	1.03	45.9	1.03	45.9		
<i>Hyalomma (s. str.) aegyptium</i>	0.51	26.8	1.39	54.2	0.89	41.7
<i>Hl. (s. str.) erythraeum</i>	0.72	36	0.93	42.9	0.52	27.5
<i>Hl. (Hyalomma) rhipicephaloides</i>	1.29	52.2	1.19	49.8	0.47	24.9
<i>Rhipicephalus (s. str.) rossicus</i>	0.37	20.4	0.92	42.5	0.55	28.7
<i>R. (s. str.) sanguineus</i>	0.42	22.8	1.02	45.7	0.58	30
<i>R. (s. str.) turanicus</i>	0.25	14	1.13	48.5	0.66	33.4
<i>R. (Digineus) bursa</i>	0.9	42	0.93	42.9	0.41	22.3

По видам рода *Hyalomma* обработаны наши сборы *Hl. (s. str.) aegyptium*, а для *Hl. (s. str.) erythraeum* и *Hl. (Hyalomma) rhipicephaloides* построены аллометрические кривые и вычислены коэффициенты роста по литературным данным средних размеров органов особей всех фаз (Hoogstraal e. a., 1967; Kaiser, Hoogstraal, 1968). К сожалению, в этих работах не приводятся значения ширины гипостома и длины лапки I для этих видов. Характер аллометрии всех органов одинаков у видов подрода *Hyalomma s. str.*, а по некоторым признакам близок у всех 3 видов рода. Наиболее отличаются коэффициенты роста *Hl. rhipicephaloides* и видов *Hyalomma s. str.* между личиночной и нимфальной фазами и между нимфой и самцом. Личинка *Hl. rhipicephaloides* по большинству промеров меньше личинок *Hyalomma s. str.*, но за счет больших коэффициентов роста размеры нимф всех трех видов близки. Самец *Hl. rhipicephaloides* по всем промерам значительно меньше самцов двух других видов и соответственно имеет значительно более низкие коэффициенты роста. Углы наклона аллометрических кривых между нимфой и самкой всех 3 видов отличаются слабо, но рост самки *Hl. rhipicephaloides* заканчивается раньше, и ее промеры меньше, чем у самок *Hl. aegyptium* и *Hl. erythraeum*.

Для некоторых признаков коэффициенты роста *Hl. rhipicephaloides* ближе к таковым видов рода *Rhipicephalus*, чем к другим видам *Hyalomma*, сходны и размеры взрослых особей *Hl. rhipicephaloides* и *Rhipicephalus*,

что подтверждает сходство этих видов и по некоторым качественным признакам (Feldman-Muhsam, 1957).

Аллометрия 2 видов *Rhipicephalus* описана нами ранее (Волцит, 1992), в настоящей работе приводятся данные еще по 2 видам подрода *Rhipicephalus* s. str. — *R. rossicus* и *R. sanguineus*. Из данных табл. 1—8 видно, что коэффициенты роста 3 видов подрода *Rhipicephalus* s. str. очень близки, углы наклона аллометрических кривых отличаются в среднем на 3° между фазами личинки и нимфы и на 5° — между нимфой и имаго. Различия в характере аллометрии между подродами *Rhipicephalus* описаны ранее (Волцит, 1992). Таким образом, можно сделать вывод, что характер аллометрии одинаков не только у популяций одного вида, но и у видов одного подрода. Здесь в той или иной степени наблюдаются лишь отличия коэффициентов роста: очень незначительные у популяций одного вида и большие у видов одного подрода. У разных подродов отличается уже и характер аллометрии тех или иных признаков. Причем интересно, что у разных подродов рода *Ixodes* различия коэффициентов роста столь же глубоки, а зачастую и глубже, чем между разными родами подсем. Amblyomminae, что отражает древнюю дивергенцию рода *Ixodes* (Филиппова, 1977).

Наиболее наглядны различия коэффициентов роста у разных видов семейства при рассмотрении градиентов роста, представленных на

Т а б л и ц а 6  
Относительное изменение длины гипостома (7) в течение онтогенеза  
Table 6. Relative changing of hypostome length (7) during onthogenesis

Вид	Период онтогенеза между фазами					
	личиночной и нимфальной		нимфальной и половозрелой			
	$\alpha$	$\angle$	самки		самцы	
			$\alpha$	$\angle$	$\alpha$	$\angle$
<i>Ixodes</i> (s. str.) <i>persulcatus</i>						
Тянь-Шань	1.06	46.6	1.22	50.6	0.36	19.7
Алтай	1.01	45.2	1.28	52.1	0.39	21.2
Саян	1.07	47	1.3	52.4	0.36	19.8
Сихотэ-Алинь	1.07	46.8	1.22	50.7	0.38	20.6
Сахалин	1.08	47.1	1.24	51.1	0.37	20.4
Карелия	1.06	46.7	1.31	52.6	0.35	19.3
<i>Ixodes</i> (s. str.) <i>laguri</i>	1.06	46.8	0.86	40.7	—0.06	—3.5
<i>I.</i> (s. str.) <i>eldaricus</i>	1.01	45.4	0.96	43.9	0.12	7
<i>I.</i> (s. str.) <i>pavlovskyi</i>	1.08	47	1.02	45.5	0.24	13.5
<i>I.</i> (s. str.) <i>kazakstani</i>	1.13	48.4	1.03	45.9	0.18	10
<i>I.</i> ( <i>Ceratixodes</i> ) <i>uriae</i>	0.99	44.7	1.14	48.6	—0.24	—13.3
<i>I.</i> ( <i>Pholeoixodes</i> ) <i>crenulatus</i>	1.28	51.9	0.77	37.6	0.02	1.4
<i>I.</i> (Ph.) <i>arboricola</i>	1.14	48.8	1.03	45.8	0	0
<i>I.</i> (Ph.) <i>lividus</i>	0.98	44.6	1.26	51.5	0.12	6.6
<i>I.</i> ( <i>Scaphixodes</i> ) <i>signatus</i>	0.74	36.5	0.77	37.7	—0.15	—8.5
<i>Haemaphysalis</i> (s. str.) <i>japonica</i>	0.78	38.1	1.09	47.6	0.37	20.6
<i>H.</i> ( <i>Kaiseriana</i> ) <i>longicornis</i>	0.94	43.3	1.13	48.4		
<i>Hyalomma</i> (s. str.) <i>aegyptium</i>	1.06	46.7	0.76	37.1	0.4	22
<i>Hl.</i> (s. str.) <i>erythraeum</i>	1	45	0.97	44	0.58	30
<i>Hl.</i> ( <i>Hyalomma</i> ) <i>rhipicephaloides</i>	1.29	52.2	1.19	49.8	0.41	22.1
<i>Rhipicephalus</i> (s. str.) <i>rossicus</i>	0.79	38.3	1	45	0.56	29.1
<i>R.</i> (s. str.) <i>sanguineus</i>	0.82	39.5	0.91	42.2	0.44	24
<i>R.</i> (s. str.) <i>turanicus</i>	0.79	38.3	1.21	50.4	0.71	35.4
<i>R.</i> ( <i>Digineus</i> ) <i>bursa</i>	0.95	43.5	0.98	44.4	0.4	21.8

Т а б л и ц а 7  
Относительное изменение ширины гипостома (8) в течение онтогенеза  
Table 7. Relative changing of hyposthoma width (8) during onthogenesis

Вид	Период онтогенеза между фазами					
	личиночной и нимфальной		нимфальной и половозрелой			
	$\alpha$	$\angle$	самки		самцы	
			$\alpha$	$\angle$	$\alpha$	$\angle$
<i>Ixodes</i> (s. str.) <i>persulcatus</i>						
Тянь-Шань	0.75	37	1.08	47.1	0.71	35.4
Алтай	0.76	37.3	1.15	49.1	0.76	37.3
Саян	0.77	37.7	1.13	48.5	0.74	36.4
Сихотэ-Алинь	0.77	37.7	1.09	47.6	0.83	39.6
Сахалин	0.85	40.3	1.09	47.6	0.73	35.9
Карелия	0.77	37.7	1.09	47.5	0.74	36.3
<i>Ixodes</i> (s. str.) <i>laguri</i>	0.87	41	0.62	31.9	0.29	15.9
<i>I.</i> (s. str.) <i>eldaricus</i>	0.86	40.9	0.78	37.9	0.53	27.8
<i>I.</i> (s. str.) <i>pavlovskyi</i>	0.78	38.1	0.88	41.3	0.57	29.7
<i>I.</i> (s. str.) <i>kazakstani</i>	0.9	42.1	0.83	39.6	0.51	27.2
<i>I.</i> ( <i>Ceratixodes</i> ) <i>uriae</i>	1.03	45.8	0.67	33.6	0.08	4.7
<i>I.</i> ( <i>Pholeoixodes</i> ) <i>crenulatus</i>	1.29	52.2	0.49	26.1	-0.12	-6.7
<i>I.</i> ( <i>Ph.</i> ) <i>arboricola</i>	0.96	43.7	0.57	29.8	-0.09	-4.9
<i>I.</i> ( <i>Ph.</i> ) <i>lividus</i>	0.78	37.9	0.61	31.5	0.03	1.5
<i>I.</i> ( <i>Scaphixodes</i> ) <i>signatus</i>	0.79	38.3	0.33	18.1	0	0
<i>Haemaphysalis</i> (s. str.) <i>japonica</i>	0.69	34.8	1.06	46.5	0.42	22.9
<i>H.</i> ( <i>Kaiseriana</i> ) <i>longicornis</i>	0.92	42.7	1.1	47.7		
<i>Hyalomma</i> (s. str.) <i>aegyptium</i>	1.09	47.4	0.75	36.8	0.42	22.8
<i>Rhipicephalus</i> (s. str.) <i>rossicus</i>	0.67	34	1.16	49.3	0.62	31.9
<i>R.</i> (s. str.) <i>sanguineus</i>	0.61	31.3	1.27	51.8	0.61	31.5
<i>R.</i> (s. str.) <i>turanicus</i>	0.61	31.3	0.97	44.1	0.54	28.4
<i>R.</i> ( <i>Digineus</i> ) <i>bursa</i>	0.88	41.5	0.72	35.8	0.28	15.6

рис. 1—4. Нарисовать градиенты роста для разных популяций *I. persulcatus* практически невозможно, поскольку коэффициенты  $\alpha$  для большинства признаков настолько близки, что кривые просто сливаются. На рис. 1 показаны градиенты роста между разными фазами у видов подрода *Ixodes* s. str. Из рис. 1 видно, что между личиночной и нимфальной фазами центры роста соответствуют длине гнатосомы, пальп и гипостома у всех видов. Между нимфой и самкой центры роста соответствуют уже длине и ширине гнатосомы, ширине пальп и длине гипостома, за исключением *I. persulcatus*, у которого все промеры увеличиваются одинаково интенсивно, практически изометрично длине скутума. Для самцов центры роста несколько иные: ширина скутума, ширина гнатосомы, ширина пальп и ширина гипостома, одинаковы у всех видов. Таким образом, у нимф и у самок наблюдается прогрессивное развитие ротовых органов, обеспечивающих поглощение больших количеств пищи, тогда как у самцов длина гнатосомы и гипостома увеличивается очень незначительно, что объясняется обычной афагией самцов. В то же время ширина пальп прогрессивно увеличивается у обоих полов, что, видимо, связано с развитием сенсорных функций.

Градиенты роста других видов достаточно разнообразны и трудно поддаются систематизации. Однако можно заметить следующие общие особенности. 1) Соответствие центров роста между личиночной и нимфальной фазами длине гнатосомы, пальп и гипостома или же высокие коэффициенты роста для большинства признаков. Исключение составляет *I. signatus*. Таким образом, при 1-й линьке происходит прогрессивное развитие ротовых орга-



нов, обеспечивающих питание и закрепление на хозяине. 2) При линьке нимфы на самку градиенты роста более разнообразны, но у большинства видов центры роста соответствуют ширине гнатосомы, ширине пальп и длине гипостома. Происходит как бы чередование признаков с наибольшими коэффициентами роста при 1-й и 2-й линьках. Набор признаков, соответствующих центрам роста, может быть другим, но при этом также обычно наблюдается чередование центров роста при 1-й линьке и линьке на самку, например у *I. signatus* (рис. 2), *Rhipicephalus* (рис. 4). 3) У самцов всех видов центр роста соответствует ширине скутума, что понятно, учитывая половой диморфизм этой структуры на половозрелой фазе. Кроме того, у большинства видов центр роста самцов совпадает с шириной пальп, за исключением *I. signatus*, у которого увеличивается только ширина скутума, а коэффициенты роста остальных признаков близки к нулю, и *I. uriae*, у которого центр роста самцов соответствует длине пальп. Такой центр роста наблюдается только у самцов *I. uriae*, что связано с оригинальной формой членика III пальп (высокого конуса) у самцов этого вида.

У видов *Ixodes* s. str. градиенты роста полностью совпадают на всех фазах. У рассмотренных видов подрода *Pholeoixodes* градиенты роста совпадают у *I. crenulatus* и *I. arboricola*, тогда как градиенты роста *I. lividus* ближе к таковым *Ixodes* s. str. (рис. 2). У видов рода *Hyalomma* градиенты роста отличаются у разных подродов при линьке на нимфу и на самку (рис. 3). У 2 изученных в этом плане видов *Haemaphysalis* из разных подродов градиенты роста полностью совпадают при 1-й линьке и отличаются при линьке нимфы на самку (рис. 3). То же можно сказать и о разных под-

Т а б л и ц а 8

Относительное изменение длины лапки I (9) в течение онтогенеза

Table 8. Relative changing of tarsus I (9) during onthogenesis

Вид	Период онтогенеза между фазами					
	личиночной и нимфальной		нимфальной и половозрелой			
	$\alpha$	$\angle$	самки		самцы	
			$\alpha$	$\angle$	$\alpha$	$\angle$
<i>Ixodes</i> (s. str.) <i>persulcatus</i>						
Тянь-Шань	0.84	40.2	0.95	43.4	0.51	27
Алтай	0.87	41	0.97	44.3	0.53	27.8
Саян	0.85	40.5	0.99	44.9	0.51	27.1
Сихотэ-Алинь	0.85	40.4	0.94	43.2	0.54	28.5
Сахалин	0.9	42	0.95	43.6	0.5	26.7
Карелия	0.89	41.6	0.98	44.5	0.49	26.2
<i>Ixodes</i> (s. str.) <i>taguri</i>	0.87	40.9	0.76	37.2	0.39	21.5
<i>I.</i> (s. str.) <i>eldaricus</i>	0.91	42.4	0.68	34.2	0.43	23.2
<i>I.</i> (s. str.) <i>pavlovskyi</i>	0.98	44.3	0.85	40.3	0.57	29.7
<i>I.</i> (s. str.) <i>kazakstani</i>	0.93	43.1	0.88	41.4	0.42	22.6
<i>I.</i> ( <i>Ceratitodes</i> ) <i>uriae</i>	0.8	38.8	0.97	44.2	0.26	14.7
<i>I.</i> ( <i>Pholeoixodes</i> ) <i>crenulatus</i>	0.9	42.1	0.87	40.9	0.29	16.3
<i>I.</i> ( <i>Ph.</i> ) <i>arboricola</i>	0.78	37.8	1.13	48.5	0.3	16.9
<i>I.</i> ( <i>Ph.</i> ) <i>lividus</i>	0.77	37.5	0.77	37.8	0.26	14.4
<i>I.</i> ( <i>Scaphixodes</i> ) <i>signatus</i>	0.74	36.4	0.68	34.1	-0.19	-10.5
<i>Haemaphysalis</i> (s. str.) <i>japonica</i>	0.7	35	0.77	37.6	0.23	12.9
<i>H.</i> ( <i>Kaiseriana</i> ) <i>longicornis</i>	0.69	34.7	0.77	37.6		
<i>Hyalomma</i> (s. str.) <i>aegyptium</i>	0.6	30.9	0.9	42.1	0.51	27.1
<i>Rhipicephalus</i> (s. str.) <i>rossicus</i>	0.42	22.8	0.96	43.8	0.53	27.9
<i>R.</i> (s. str.) <i>sanguineus</i>	0.41	22.2	0.88	41.5	0.44	23.7
<i>R.</i> (s. str.) <i>turanicus</i>	0.4	21.8	0.91	42.3	0.51	27
<i>R.</i> ( <i>Digineus</i> ) <i>bursa</i>	0.66	33.4	0.93	42.9	0.4	21.8

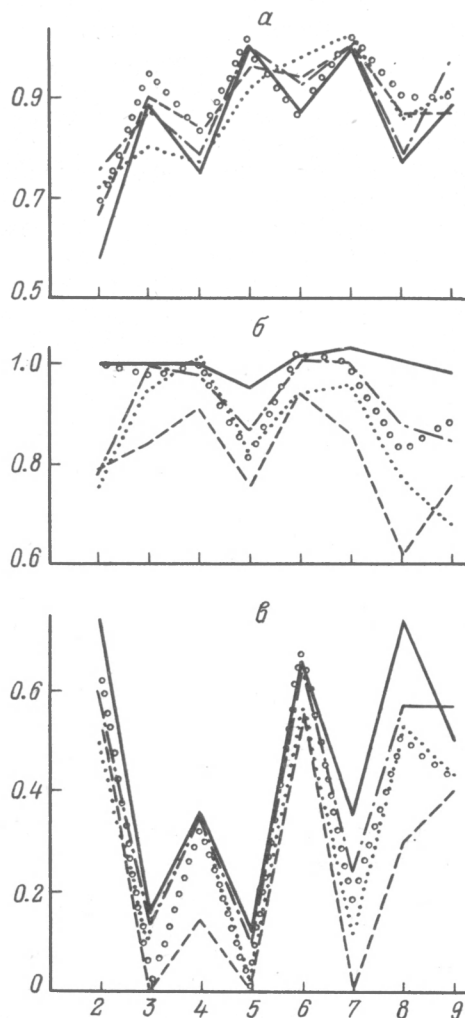


Рис. 1. Градиенты роста органов твердого скелета у видов *Ixodes* s. str.

По оси ординат — коэффициенты роста  $\alpha$ ; по оси абсцисс — номера признаков (см. табл. 1—8); а — градиенты роста при линьке на нимфу; б — при линьке на самку; в — при линьке на самца; сплошная линия — *I. persulcatus*, штрих-пунктирная — *I. pavlovskyi*, линия из крестиков — *I. kazakstani*, штриховая — *I. laguri*, пунктирная — *I. eldaricus*.

Fig. 1. Gradient of hard exoskeleton growth in species of *Ixodes* s. str.

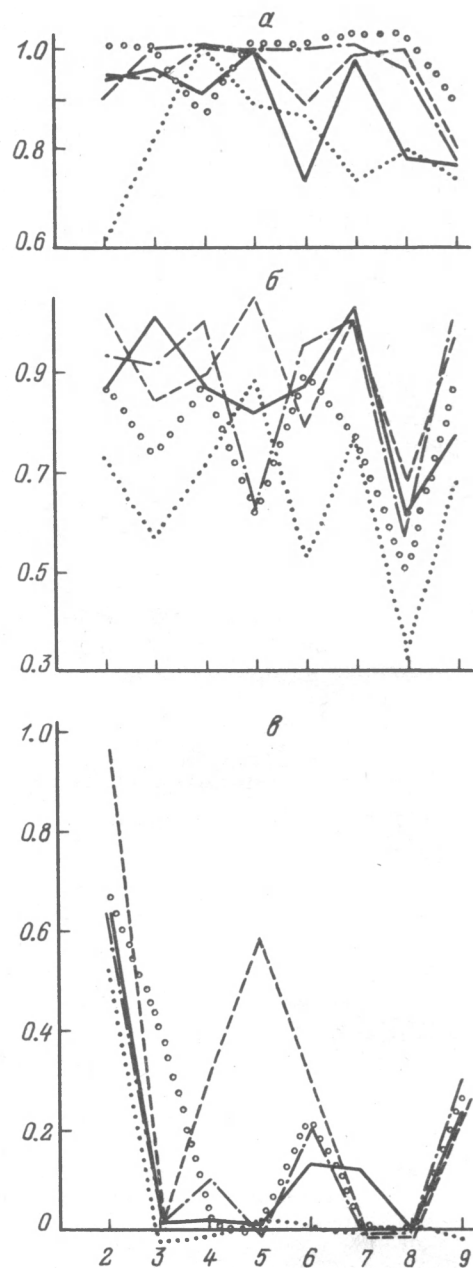


Рис. 2. Градиент роста органов твердого скелета у видов подродов *Pholeoixodes*, *Scaphixodes* и *Ceratixodes*.

Сплошная линия — *I. lividus*, штрих-пунктирная — *I. arboricola*, линия из крестиков — *I. crenulatus*, штриховая — *I. uriae*, пунктирная — *I. signatus*.

Остальные обозначения см. рис. 1.

Fig. 2. Gradient of hard exoskeleton growth in species of subgenera of *Pholeoixodes*, *Scaphixodes* and *Ceratixodes*.

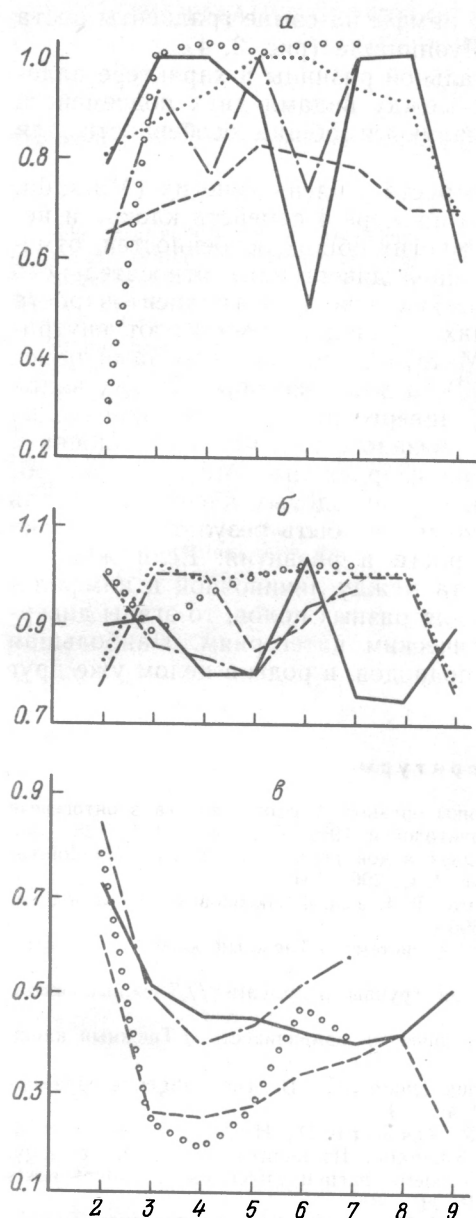


Рис. 3. Градиент роста у видов родов *Hyalomma* и *Haemophysalis*.

Сплошная линия — *Hl. aegyptium*, штрих-пунктирная — *Hl. erythraeum*, линия из крестиков — *Hl. rhipicephaloides*, штриховая — *H. japonica*, пунктирная — *H. longicornis*.

Остальные обозначения такие же, как и на рис. 1.

Fig. 3. Gradient of growth in species of genera *Hyalomma* and *Haemophysalis*.

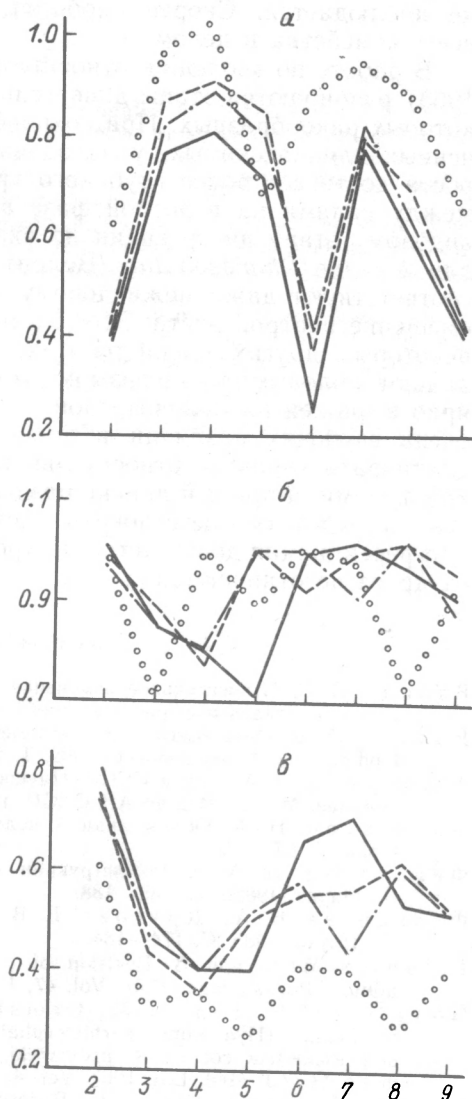


Рис. 4. Градиенты роста у видов родов *Rhipicephalus*.

Сплошная линия — *R. turanicus*, штрих-пунктирная — *R. sanguineus*, штриховая — *R. rossicus*, линия из крестиков — *R. bursa*.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 4. Gradient of growth in species of the genus *Rhipicephalus*.

родах *Rhipicephalus* (рис. 4). При линьке нимфы на самце градиенты роста очень похожи у всех видов подсем. *Amblyommini*ae (рис. 3, 4).

Таким образом, какой-либо принципиальной разницы в характере аллометрии или характере градиентов роста между видами двух подсемейств не наблюдается. Скорее наоборот, выявляются общие особенности для всего семейства в целом.

В работе по эволюции относительного роста у членистоногих (Matsuda, 1963) разбираются этапы дивергенции на примере 4 семейств клопов и некоторых ракообразных. При сохранении многих общих особенностей, отмеченных для насекомых, у иксовых клещей дивергенция относительного роста достигает более глубокого уровня. Так, различия градиентов роста между полами на взрослой фазе в одних случаях соответствуют внутривидовому этапу дивергенции по схеме Матсуда, что отмечено нами ранее для 2 видов *Rhipicephalus* (Волцит, 1992), а для некоторых других видов соответствуют даже межвидовому этапу дивергенции, так как происходит смещение центров роста. Это, очевидно, связано с тем, что виды клопов и некоторых других членистоногих, проанализированные Матсуда, не обладают половым диморфизмом, тогда как у иксовых клещей он столь ярко выражен на половозрелой фазе, что может быть результатом только очень глубоких различий в процессах роста и развития. Если же рассматривать характер относительного роста между личиночной и нимфальной фазами, а при 2-й линьке разделять для разных полов, то этапы дивергенции будут соответствовать систематическим категориям. Наибольшая дифференциация достигается на уровне подродов, и роды в целом уже друг от друга не отличаются.

#### Список литературы

- Волцит О. В. Относительное изменение величины органов твердого скелета в онтогенезе некоторых видов иксовых клещей // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 2. С. 138—146.
- Волцит О. В. Онтогенетическая аллометрия двух видов рода *Rhipicephalus* (Ixodidae) // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 4. С. 296—304.
- Филиппова Н. А. Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4, вып. 4. Иксовые клещи подсем. Ixodinae. М., Л.: Изд-во АН СССР. 1977. 395 с.
- Филиппова Н. А. Объем вида и положение в системе // Таежный клещ. Л.: Наука, 1985а. С. 97—172.
- Филиппова Н. А. К реконструкции эволюции группы *persulcatus* // Таежный клещ. Л.: Наука, 1985б. С. 185—188.
- Филиппова Н. А., Другова Е. В. Географическая изменчивость // Таежный клещ. Л.: Наука, 1985. С. 174—184.
- Feldman-Muhsam B. Revision of the genus *Hyalomma*. II. The subgenus *Hyalomma* // Parasitology. 1957. Vol. 47, 1—2. P. 46—59.
- Hoogstraal H., Kaiser M., Ormsbee R., Osborn D., Helmy J., Gaber S. *Hyalomma* (*Hyalomma*) *rhipicephaloides* Neumann: Its identity, hosts, and ecology, and *Rickettsia conorii*, *R. prowazeki*, and *Coxiella burnetii* infections in rodent hosts in Egypt // J. Med. Ent. 1967. Vol. 4, N 4. P. 391—400.
- Kaiser M., Hoogstraal H. Redescription of *Hyalomma* (H.) *erhythraeum* Tonelli-Roudelli (Resurrected), Description of the Female and Immature Stages, and Hosts and Distribution in Ethiopia and Somali Republic // Annals of the Ent. Soc. Amer. 1968. Vol. 61, N 5. P. 1228—1235.
- Matsuda R. Evolution of relative growth in *Arthropoda* // Z. wiss. Zool. 1963. Vol. 169, N 1. P. 64—81.
- Teissier G. Relative growth // The physiology of Crustacea. 1960. Vol. 1. P. 537—560.

Зоологический музей Московского университета

Поступила 20.04.1993

THE RELATIVE GROWTH OF THE HARD EXOSKELETON IN TICKS  
(IXODOIDEA: IXODIDAE)

O. V. Voltzit

*Key words:* Ixodidae, exoskeleton, relative growth, allometry.

SUMMARY

The relative growth of exoskeleton organs was investigated in 19 species of ticks. Geographical isolated populations of *Ixodes persulcatus*, 5 species of subgenus *Ixodes*, 3 species of subgenus *Pholeoixodes*, 1 species of subgenus *Scaphixodes*, 1 species of subgenus *Cerati-xodes*, 3 species of two subgenus of *Hyalomma*, 2 species of two subgenus of *Haemaphysalis*, 4 species of two subgenus of *Rhipicephalus* has been compared.

It has been shown that the character of allometry in the populations is similar of same species and in the species of same subgenus. The character of allometry differ in the different subgenus, and the distinctions of relative growth ratio between subgenus of *Ixodes* are more than between different genus of Amblyomminae.

Growth gradients are similar in species of same subgenus. In most species growth centres during the 1st moulting is consistent with the length of gnathosoma, of II—III segment of palps and of length of hypostome. During the 2nd moulting the growth centres in females of most species are consistent with the width of gnathosoma, of palps and of length of hypostome. In males of all species the growth centre is consistent with the width of scutum and in most species it is consistent with the width of palps. In different subgenus the growth gradients have greatest difference.